(Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte Radolfzell)

Zwei regional und ökologisch getrennte Formen des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) in Südwestdeutschland

Von HANS LÖHRL

Der Trauerschnäpper ist bekanntlich ein ideales Objekt für Populationsstudien. Solche wurden in Finnland von v. Haartman (1949, 1951, 1954), in Sachsen von Creutz (1955), in Schweden von Ennemar (1948), in England von Campbell (1955) und bei Berlin von Curio (1959) durchgeführt. Aus der Sowjetunion verdanken wir entsprechende Angaben Lichatschew (1955).

Bei allen diesen Untersuchungen ergab sich eine erstaunliche Einheitlichkeit der Gelegegröße. Sie betrug in Sachsen wie in Berlin und in Schweden 6,3 Eier im Durchschnitt der ersten Gelege und der wenigen Nachgelege. Auch im Raum Braunschweig ergaben 1543 Vollgelege nach Berndt und Winkel (in litt. 1963) denselben Durchschnitt von 6,3 Eiern. In Finnland betrug die Gelegegröße dagegen 6,4 und in einem Naturschutzgebiet in der Umgebung von Moskau 6,7 Eier. Außergewöhnlich waren die Durchschnitte in Südwestengland mit 6,9 Eiern. Nach dieser geringen Variabilität konnte Curio 1959 feststellen: „Auf dem europäischen Festland beträgt die Eizahl 6,3 bis 6,7 Eier, in England gesichert mehr, nämlich 6,9 Eier."

Ich selbst kam nach Ermittlung einer durchschnittlichen Gelegegröße von 5,8 Eiern beim Halsbandschnäpper, *Ficedula albicollis,* zu dem Schluß (Löhrl 1957): „Vergleicht man unsere Ergebnisse mit denen, die bei Trauerschnäppern gewonnen wurden, so ergibt sich beim Halsbandschnäpper zunächst eindeutig ein geringerer Durchschnitt, als er bei irgendeiner Population des Trauerschnäppers ermittelt wurde."

In das bisher bekannte Bild paßt recht gut, daß in den A u w a l d - Gebieten bei Lahr am Oberrhein in Südbaden, wo wir seit 1960 Untersuchungen durchführen, 273 Gelege einen Durchschnitt von 6,3 Eiern ergaben. Dieser erfährt allerdings insofern eine Einschränkung, als in dem weiter nördlich gelegenen Gebiet zwischen Schwetzingen und Bruchsal eine Population in dem dortigen K i e f e r n w a l d bisher, d. h. innerhalb von drei Jahren, nur einen Durchschnitt von 5,9 Eiern ergab. Dieser offenbar biotopbedingte Unterschied war 1964 besonders ausgeprägt: im Auwald Lahr ergaben 77 Bruten einen Durchschnitt von 6,5 Eiern je Gelege, im Kiefernwald Schwetzingen-Bruchsal bestanden 95 Bruten nur aus durchschnittlich 5,8 Eiern. Beim Trauerschnäpper wurden geringe Unterschiede der Gelegegröße in verschiedenen Biotopen bisher nur von Creutz (1955) beobachtet.

Faßt man die Populationen beider Biotope zusammen, so ergibt sich für den Oberrhein im Raum Heidelberg-Lahr eine Gelegegröße von 6,1 Eiern. Allerdings ist dabei zu berücksichtigen, daß die extrem ungünstigen Jahre 1961 und 1962 mit nur 6,0 und 6,1 Eiern im Auwald sehr ins Gewicht

fallen, so daß bei längerer Untersuchungsdauer wohl noch eine Verschiebung nach oben zu erwarten ist.

Bei dieser Einheitlichkeit der Gelegegröße war es eine große Überraschung, daß sich nach Glutz von Blotzheim (1962) bei 500 Brutpaaren der Schweiz ein Durchschnitt von 5,7 Eiern ergab. Unerwartet war dieses Ergebnis insofern, als unser Untersuchungsgebiet bei Lahr nur etwa 100 km von der Schweizer Grenze entfernt liegt. Der Unterschied in der Gelegegröße in diesem Abschnitt ist also mit 0,6 wesentlich höher als der zwischen dem übrigen Deutschland und etwa Finnland oder Schweden und entspricht, wenn auch in umgekehrter Richtung, dem Unterschied zwischen den deutschen Populationen und der aus der Umgebung von Moskau.

Ein morphologischer Vergleich der Populationen ergibt, daß die ♂ von Lahr genau so wie die von Schwetzingen, Hessen, Braunschweig und Berlin durchweg braun sind. In Lahr sind wir manchmal nicht in der Lage, ♂ und ♀ überhaupt zu unterscheiden. Die Schweizer Population hingegen besteht aus schwarzen oder jedenfalls wesentlich dunkleren ♂, worauf erstmals Haller (1935) hinwies. Dies gilt nicht nur für die höheren Lagen, sondern auch für die Population der Umgebung von Basel. Es soll kein Zweifel darüber bestehen, daß auch die Basler Population von Osten her eingewandert sei (nach Schwarz mdl.).

Die Schweizer Population wurde nun neuerdings mit Hilfe der Drost'schen Farbtypen (Abb. 1) untersucht (Sternberg 1964; Eggenberger 1964). Die Typen sind bekanntlich eingeteilt von I bis VII, wobei sich die

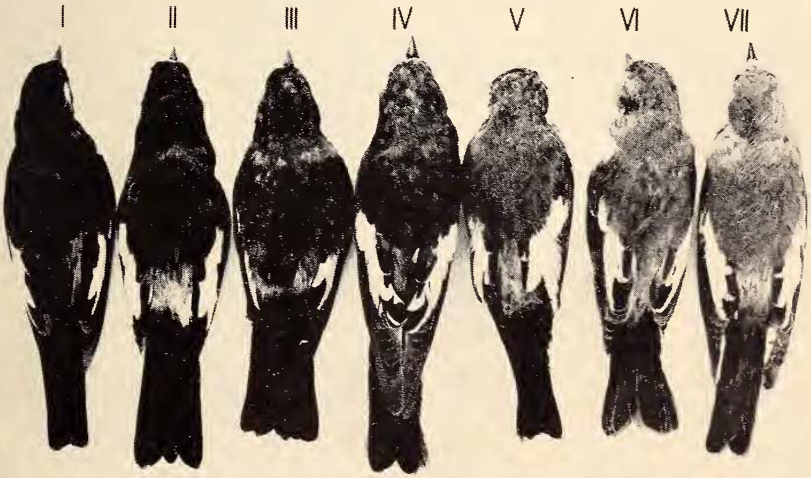

Abb. 1. Originalabbildung der Farbtypen, erstmals veröffentlicht in Drost (1936). Der Originalabzug wurde von der Vogelwarte Helgoland freundlichst zur Verfügung gestellt.

ganz schwarzen des Typs I und II nur durch die Farbe des Bürzels unterscheiden, der beim Typ II grau-weiß gefärbt ist wie etwa beim Halsbandschnäpper. Der hellste Typ hat nach Drost (1936) die Nummer VII, doch schreibt Trettau (1952), daß er in Hessen einen Typ fand, „der eigentlich mit VIII zu bezeichnen wäre und sich feldornithologisch überhaupt nicht von den ♀ unterscheiden läßt".

Obwohl ich die Farbtypen am Oberrhein nicht an Hand gefangener ♂ untersucht habe, kann nach dem Augenschein kaum bezweifelt werden, daß auch dort dieser hellste Typ vorkommt, und daß dort Typ VII überwiegt. Die Oberrhein-Population dürfte weitgehend mit derjenigen in Hessen (Trettau 1952) und Braunschweig (Winkel, Schumann und Berndt 1962) übereinstimmen. Danach ergab sich für Hessen ein Mittelwert des Farbtyps von $d_{49} = 6{,}45$ und für Braunschweig ein solcher von $d_{50} = 6{,}38$. In Berlin war von Curio (1959) ein Mittelwert von $d_{39} = 6{,}32$ errechnet worden, also eine erstaunliche Übereinstimmung über ein weites Gebiet, vor allem wenn man bedenkt, daß die Entscheidung zwischen zwei Farbtypen oft nicht leicht fällt. Der Anteil des Typs VII allein betrug in Hessen (Winkel, Schumann und Berndt, errechnet nach Trettau) 61,2 %, in Braunschweig 62 %.

Der Mittelwert der Oberseitenfärbung dieser deutschen Trauerschnäpper-Population liegt demnach zwischen Typ VI und Typ VII, er schwankt zwischen 6,32 (Berlin) und 6,45 (Hessen). In dem uns benachbarten Rhein-Main-Gebiet variieren die Typen zwischen V und VII (bzw. VIII).

Dem gegenüber steht nun die „Schweizer Population" mit einer durchschnittlichen Oberseitenfärbung von 3,59 (Sternberg) bzw. 3,5 (Eggenberger), wobei die Typen zwischen II und V (Sternberg) bzw. II und VI (Eggenberger) schwanken. Dabei fielen auf den dort hellsten Typ V nach Sternberg 26 %, auf die Typen V und VI im Gebiet von Eggenberger nur 20 %. Dies bedeutet, daß die „Schweizer Population" um annähernd drei Typen dunkler ist als die „deutsche". Vergleicht man diese Werte mit denen, die Drost an Durchzüglern aus Skandinavien ermittelte, so zeigt sich kein Unterschied der „Schweizer Population" gegenüber der nordischen. Bei Drost hatte sich, mehr- und einjährige zusammengenommen, ein Mittel von $d_{97} = 3{,}43$, für Finnland nach v. Haartman ein Durchschnitt von $3{,}7 \pm 0{,}10$ ergeben.

Diese dunkelfarbige „Schweizer Population" macht jedoch nicht an der Landesgrenze halt, sondern besiedelt auch Teile Süddeutschlands, vor allem das Voralpengebiet. Im Südschwarzwald sind die schwarzen Trauerschnäpper nicht selten in den Vorbergen, soweit es sich um Laubwald, vor allem Eichenwald, handelt. So besuchte ich 1963 eine Population im Raum Kandern-Badenweiler. Die verstärkte Ansiedlung des Trauerschnäppers ist dort das Verdienst des bisherigen Forstamtsleiters, Oberforstrat Volk. Weiter östlich besiedelt derselbe Farbtyp den Raum Singen — Stockach — Radolfzell und das südliche Württemberg bis zur Donau bei Sigmaringen und Riedlingen (s. Abb. 2).

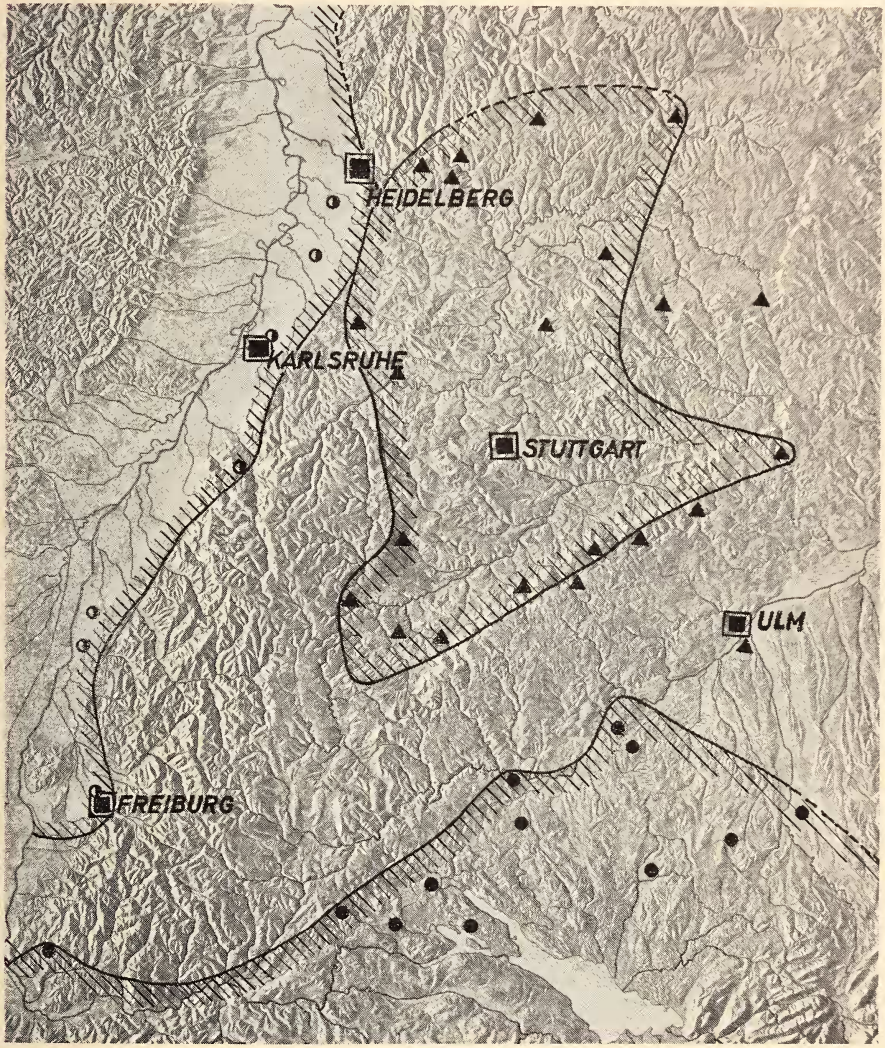

Abb. 2.

● = Schwarze Form *Ficedula h. hypoleuca*
◑ = Braune Form *Ficedula hypoleuca muscipeta*
▲ = *Ficedula albicollis*

Bei dem Verbreitungsgebiet von *F. albicollis* wurden nur Brutorte mehrerer Paare am Rande des Gebiets sowie unregelmäßige Bruten außerhalb eingezeichnet. Die Karte gibt etwa den Stand von 1961 wieder. Im nördlichen Teil handelt es sich nur um Standorte im Wald, im südlichen vielfach auch um solche in Obstgütern.

———— = Gesicherte Verbreitungsgrenze
— — — — = Unklare Verbreitungsgrenze

Daß es wirklich dieselbe Trauerschnäpper-Form ist wie in der Schweiz, ergibt sich auch aus den Gelegegrößen von 56 Bruten, deren meiste ich Dr. G. Zink verdanke. Sie stammen aus dem Raum Möggingen-Radolfzell und wurden in den Jahren 1953 bis 1961 ermittelt. Einige Daten stammen von 1963 und 1964 aus Kandern und Radolfzell. Der Durchschnitt beträgt bei diesen Bruten genau wie der in der Schweiz ermittelte: 5,7!

Im bayerischen Voralpengebiet brüten diese Schnäpper im Allgäu, z. B. am Aufstieg zum Schloß Neuschwanstein bei Füssen und offenbar auch an anderen Orten (Behmann 1964). Im sonstigen „Südbayern selten, am Alpenrand, mit oft sehr dunklen ♂, bis etwa 1100 m NN" (Wüst 1962), so nach C. König (mdl.) bei Garmisch, weiter bei Wildbad Kreuth südlich des Tegernsees, wo ich Ende Mai 1952 eine ganze Anzahl von ♂ und einige sichere Paare antraf. Auf die schwarzen ♂ dieser Population hatte Taubenberger (1951) hingewiesen. Es ist also wahrscheinlich, daß die Population weite Teile der Alpennordseite bewohnt, wenn auch sehr spärlich.

Die geringere Dichte in jenem Gebiet ist zunächst auf das Vorherrschen von Fichtenwäldern zurückzuführen. Außerdem werden Nistkästen dort in relativ geringer Zahl aufgehängt, und diese sind dann in erster Linie von Meisen besetzt. Gerade die Bergwälder gelten als wenig durch Forstschädlinge gefährdet, so daß forstliche Vogelschutzmaßnahmen nur in mäßigem Grade durchgeführt werden. Ohne künstliche Maßnahmen sind nur höhlenreiche Althölzer mit ursprünglicher Zusammensetzung, meist Mischwälder mit Bergahorn, Buchen usw. für den Trauerschnäpper geeignet. Diese Form des Trauerschnäppers hat also im deutschen Nordalpengebiet weniger durch moderne Vogelschutzmaßnahmen profitiert als die im Flachland lebenden Populationen, deren Vermehrung in den letzten Jahrzehnten ohne Zweifel auf das Aufhängen von künstlichen Nistgeräten zurückzuführen ist. Diese begünstigen den Trauerschnäpper allerdings nur dann, wenn n a c h dem Nestbau aller anderen Höhlenbrüter, also der Meisen, Kleiber usw. noch immer leere Bruthöhlen zur Verfügung stehen, da die Trauerschnäpper als letzte zu bauen beginnen. Sobald eine begrenzte Fläche ausreichend mit Nisthöhlen behängt wird, pflegt die Dichte der braunen Trauerschnäpperpopulation sprunghaft zuzunehmen. Als Beispiel mag ein 6,6 ha großes Gebiet im Oberrhein-Auwald dienen, wo wir 1960 erstmals Nisthöhlen (8 Stück je ha) aufhängten. Zunächst ohne Beziehung auf den Bruterfolg im vorhergehenden Jahr entwickelte sich die Population von 1960 bis 1964 in folgender Weise: 2, 4, 7, 12, 20 Bruten.

Ganz anders aber ist das bei der „Bergwaldpopulation", wie ich sie jetzt nach ihren ökologischen Ansprüchen[1]) und ihrer Herkunft nennen möchte. Die Zunahme erfolgt hier viel langsamer; ich fand bis jetzt kein Gebiet, wo eine Dichte wie bei der braunen Flachlandpopulation von etwa 3—7 Paaren je ha erreicht worden wäre, ja nicht einmal 2 Bruten je Hek-

[1]) Natürlich bewohnt diese Form auch ebene Flächen ihres höhergelegenen Brutareals.

tar kenne ich bis jetzt. In einem günstigen Biotop an der nördlichen Grenze der Population am Berg Bussen bei Riedlingen/Donau siedelten sich im ersten Jahr zwei Paare an, im nächsten war nur eines da und im dritten Jahr blieben sie ganz aus. In Mischwäldern bei Radolfzell brüteten in den letzten zwei Jahren bei einem überreichlichen Höhlenangebot in einem Gebiet erst im zweiten Jahr ein Paar, in einem anderen Gebiet erschien ein Paar im ersten Jahr, im folgenden gab es zwei Bruten.

Demgegenüber ergaben im Auwald am Oberrhein vier Gebiete von insgesamt 26 ha Größe in 5 Jahren (1960—1964) zwischen 38 und 76 Bruten der braunen Population und in einem 7 ha großen Kiefernwald nördlich von Bruchsal brüteten im ersten Jahr 20, im zweiten schon 46 Paare.

Für die Schweiz berichtete Glutz von zwei Orten, wo „bis zu 25 Paare auf 10 ha" brüteten, und nur in einem Fall von größerer Dichte auf kleiner Fläche. Sternberg, der die Verhältnisse bei der braunen Population aus der Gegend um Braunschweig sehr gut kennt, schrieb mir (in litt. v. 21. November 1964): „Ich habe den Eindruck gewonnen, daß bei schweizerischen Brutpopulationen trotz Erhöhung der Nistkastendichte kein nennenswerter und plötzlicher Anstieg der Brutpopulation erfolgt, wie wir es konstatieren. Vielmehr scheint der Populationsdruck in der Schweiz viel geringer zu sein . . ."

Offenbar unterscheidet sich also die dunkle Bergwald-Population in verschiedener Hinsicht von der braunen. Vor allem scheint nirgends ein so starker Populationsdruck zu bestehen, wie dies im Gebiet der braunen Population die Regel ist. Gebiete mit neu geschaffenen Brutmöglichkeiten werden weder in der Schweiz noch in den äußeren Zonen des Areals dieser Population in Baden-Württemberg so rasch besiedelt wie im Bereich der braunen Form. Immerhin scheint im Zentrum des Verbreitungsgebietes die Dichte größer zu sein als in den nördlichen Randzonen.

Zu klären ist noch, ob die geringere Gelegegröße unmittelbar auf genetische Unterschiede zurückgeht oder nur auf dem Umweg über die verspätete Ankunft und entsprechend verspätete Eiablage zustande kommt. Daß sich der Legebeginn als Folge der offenkundig späteren Ankunft der Population wesentlich unterscheidet, kann zunächst aus einem Vergleich geschlossen werden, der für 1960 möglich ist. Glutz gibt u. a. für 29 Bruten des Jahres 1960 aus der Umgebung von Sempach (Schweiz) als mittleren Legebeginn den 16. Mai an. Für Lahr (Südbaden) ermittelten wir in demselben Jahr für 46 Bruten den 7. Mai. In Sempach waren die Daten über den 10. bis 24. Mai verteilt, in Lahr über den 25. April (6 Bruten im April begonnen) bis 21. Mai. Der Durchschnitt liegt also 9 Tage, der Beginn der ersten Bruten 15 Tage auseinander.

Der spätere Legebeginn erklärt aber noch keineswegs die geringe Gelegegröße, obwohl v. Haartman (1954), Creutz (1955) und Curio (1959) eine Abnahme der Eizahl mit fortschreitender Brutzeit innerhalb der jeweils untersuchten Population feststellten. Auch in Eng-

land wie in Finnland beginnen die Trauerschnäpper später zu legen. Trotzdem ist dort die Gelegegröße jener dunklen Populationen größer als bei unseren früh legenden braunen Trauerschnäppern.

Die geringere Gelegegröße dürfte kaum von Einfluß auf die Dichte sein, denn die Zahl der ausfliegenden Jungen hängt in erster Linie von den Witterungsbedingungen ab. Nur in den wenigen Jahren, wo die witterungsbedingte Nestlingsmortalität gering ist, könnte sich die etwas geringere Gelegegröße auswirken. Zur Erhaltung des Bestandes genügt indessen die Zahl von etwas über 3 ausfliegenden Jungen je Paar, was folgende Übersicht wahrscheinlich macht:

Trauerschnäpper, Auwald-Population (Oberrhein)

1960 ∅ 4,92 Junge ausgefl., Zunahme von 48 auf 64 Paare (1961)
1961 ∅ 2,73 Junge ausgefl., Abnahme von 64 auf 43 Paare (1962)
1962 ∅ 2,93 Junge ausgefl., Abnahme von 43 auf 37 Paare (1963)
1963 ∅ 5,38 Junge ausgefl., Zunahme von 37 auf 76 Paare (1964)

Natürlich liegt der Einwand nahe, daß es sich hier um lokale Ereignisse handle, die kaum diesen Einfluß auf die Brutpopulation hätten. Hier handelt es sich aber um Witterungsfolgen, die für den ganzen südwestdeutschen Raum Gültigkeit hatten. Die untersuchte Auwald-Population ist weitgehend isoliert. Die nächsten dichten Populationen gibt es erst über 70 km entfernt im Raum Karlsruhe. Im Zwischengebiet kommt der Trauerschnäpper nur als vereinzelter Brüter vor. Bei dem Lahrer Vorkommen handelt es sich um einen zungenförmig nach Süden gerichteten Ausläufer der Hauptpopulation. Es gibt nach dem „Atlas der Verbreitung paläarktischer Vögel" von Stresemann-Portenko (1960) keine linksrheinischen Brutbeweise im Raum Karlsruhe-Basel[1]). Ein Ausgleich der Nestlingsmortalität durch Zuwanderung aus Nachbarpopulationen geringerer Mortalität war also in den Jahren 1962 und 1963 nicht möglich, und der Populationsdruck dürfte sich nur nach günstigen Brutjahren bis in diesen südlichen Ausläufer auswirken.

Allerdings setzt die dargestellte Korrelation von Produktion (Zahl der ausgeflogenen Jungen) und Siedlungsdichte im folgenden Jahr eine etwa gleichförmige Witterung nach dem Ausfliegen der Jungen voraus, so daß die Mortalität in dieser Zeit nicht größer wird als normal. Eine kühle Regenperiode könnte die ausgeflogenen Jungen so dezimieren, daß von einem hohen Durchschnitt der Ausgeflogenen nur ein kleiner Teil überlebt. Derartiges ist in den der Tabelle zugrunde liegenden Jahren nicht eingetreten.

---

[1]) Gewiß ist es wahrscheinlich, daß einzelne Paare auch linksrheinisch brüten, sofern sie geeignete Naturhöhlen finden. Diesbezügliche Hinweise von Erard (1961) können jedoch nicht als Beweis betrachtet werden, da er von singenden ♂ im August (!) berichtet — in der Zugzeit, während der Gesang der spätesten unverpaarten ♂ stets in der ersten Junihälfte aufhört. Dasselbe gilt für die angeblich in den letzten Julitagen fütternden Trauerschnäpper. Die allerletzten Nachbruten pflegen Anfang Juli auszufliegen, die allermeisten in der ersten Junihälfte.

Die etwas über 3 Jungen, die zur Erhaltung des Bestandes notwendig sind, passen gut zu den Berechnungen von v. Haartman und Curio, wonach rund 30 % der Jungvögel überleben, während von den Brutvögeln rund die Hälfte, also 50 %, wieder erscheint. Dies bedeutet, daß von einem Paar etwa ein Altvogel überlebt, von etwas über 3 Jungen einer, was wieder ein Paar ergibt.

In günstigen Jahren fliegen mehr Junge aus, als zur Bestandserhaltung notwendig sind. Die größere Zahl der Rückkehrer führt wahrscheinlich zu einer größeren Reserve Einjähriger, die nur teilweise im ersten Jahr brüten (s. Curio). Andererseits wird die Siedlungsdichte zunehmen, solange noch leere Höhlen verhanden sind und die Dichte nicht das Höchstmaß erreicht hat. Dies hängt von einer Anzahl noch nicht näher untersuchter Faktoren ab, z. B. dem Biotop, der Größe der Fläche und dem Zeitunterschied im Legebeginn der einzelnen Paare.

Es ist offenkundig, daß für unsere beiden Arten *Ficedula hypoleuca* und *F. albicollis* Nisthöhlen in bereits von Artgenossen besetzten Gebieten anziehender wirken als einzelne Bruthöhlen an anderen Orten. So erklärt es sich wohl, daß nach einem günstigen Brutjahr die Zunahme der Brutpaare auf derartigen Flächen mit vielen leeren Bruthöhlen größer ist, als es der Zahl der in diesem Gebiet ausgeflogenen Jungen entspricht. Die Zuwanderung übertrifft also die Zahl der ausgewanderten Jungvögel. Zusätzlich ist in solchen Jahren die Bereitschaft zur Neuansiedlung an anderen Orten groß, wenn dort Nistmöglichkeiten geboten werden. Es ist möglich, aber noch ungeklärt, daß solche Neuansiedler zunächst in ihr Geburtsgebiet zurückzukehren versuchten, dort aber von den früher eingetroffenen Brutvögeln vertrieben wurden.

In dem oben dargestellten Beispiel muß bei der starken Zunahme von 37 Brutpaaren im Jahr 1963 auf 76 Brutpaare im Jahr 1964 ein großer Teil der neuen Paare zugewandert sein. Legt man die durchschnittliche Überlebensrate der Jungen mit 30 % und der Altvögel mit 50 % zugrunde, so hätte bei Rückkehr aller an den Geburtsort die Population von 37 auf nur etwa 50 Paare ansteigen dürfen (ausgeflogen waren 199 Jungvögel; 37 Junge wären zur Ergänzung der Altpaare nötig gewesen, die rund 24 weiteren Jungen ergäben 12 Paare).

In dem hier aufgezeigten Bereich, dürften bei der dunklen Berglandform andersartige Verhältnisse bestehen, die noch nicht geklärt sind. Daß Unterschiede der Zugwege oder Zugperioden eine größere Mortalität zur Folge haben, ist unwahrscheinlich. Vielleicht ist jedoch beim Großteil der Population, der in den Alpen und im Alpenvorland brütet, die Nestlingsmortalität aufgrund häufiger Temperaturrückschläge größer als im Gebiet der braunen Population, die zudem auffallend das witterungsbegünstigte Tiefland bevorzugt. Dies würde bedeuten, daß es weit seltener zu einem Jungenüberschuß kommt und daß daher der Populationsdruck geringer ist. Daß ein geringer Überschuß im Durchschnitt der Jahre vorhanden ist, geht

aus der deutlichen, wenn auch viel weniger stürmischen Ausbreitung auch dieser Population hervor. Nach Glutz (1962) galt der Trauerschnäpper „für weite Gebiete der Schweiz bis gegen 1920 als ziemlich seltener Brutvogel". Indessen war nach C. Gessner (zitiert in Glutz) der Trauerschnäpper schon vor 400 Jahren Brutvogel. Die Population hielt offenbar ihren Bestand in günstigen Biotopen, bis auch ihr das Nistkastenangebot bessere Bruterfolge bot und eine Ausbreitung ermöglichte.

Im ganzen deutschen Voralpengebiet schließt nirgends an diese spärliche Berglandpopulation eine dichte Siedlung der braunen Trauerschnäpper an, da die letztere Form vor allem tiefe Lagen bevorzugt. In der oberrheinischen Tiefebene brütete diese Population zahlreich bis zum Raum Karlsruhe. Auf Anregung des damaligen Forstamtsleiters von Lahr, des jetzigen Oberforstrats Sachs, wurde im Auwald bei Lahr eine Fläche dicht mit Nisthöhlen behängt, worauf auch dort schon im ersten Jahr braune Trauerschnäpper einzogen, die sich seit 1960 — nach entsprechend erweiterter Bereitstellung von Nisthöhlen — auch in anderen Gebieten dieses Forstamtes ansiedelten. Die nächstliegende mir bekannte Siedlung der Berglandpopulation im Forstamt Kandern ist rund 70 km entfernt, doch kommen Trauerschnäpper in geringer Zahl auch im Auwald bei Freiburg vor, wodurch sich der Zwischenraum zwischen den beiden Formen auf rund 30 km verringert. Es ist durchaus möglich, daß es gelingt, die beiden Gruppen unmittelbar zusammenzuführen, derart, daß die Hügel von der schwarzen, die ebenen Auwälder von der braunen Form bewohnt werden. Der Abstand würde dann nur noch wenige Kilometer betragen.

Natürlich wird nicht zu erwarten sein, daß diese Populationen völlig unvermischt bleiben. So gut sich der Trauerschnäpper einzeln in Gebieten einfindet, die der Halsbandschnäpper bewohnt und sich dort, sofern Artgenossen fehlen, gelegentlich mit *F. albicollis* paart (Löhrl 1954), kommen wiederholt einzelne *F. albicollis* in unsere *F.-hypoleuca*-Gebiete bei Lahr, obwohl die nächste bekannte Population des Halsbandschnäppers jenseits des Schwarzwalds über 60 km östlich liegt. Ein *F.-albicollis*-♀ brütete zwei Jahre lang inmitten der *F.-hypoleuca*-Population erfolgreich und war mit einem braunen ♂ dieser Art gepaart. 1964 tauchte erstmals ein *F.-albicollis*-♂ auf und sang die ganze Brutperiode hindurch, blieb jedoch unverpaart. Es fällt in diesen Rahmen, wenn gelegentlich mal ein schwarzes Trauerschnäpper-♂ sich im Gebiet einer braunen Population ansiedelt und u. U. hier verpaart. 1964 bemühte ich mich, möglichst alle fütternden ♂ der Population bei Lahr anzusehen, ohne ein schwarzes ♂ entdecken zu können, doch fand mein Mitarbeiter Kull ein solches, das Junge fütterte, bei einer späteren Kontrolle. Ob es tatsächlich der Vater der Jungen war, ist nicht sicher, vor allem, da ich einige Wochen vorher ein schwarzes ♂ festgestellt hatte, das während der üblichen Zeit der Eiablage unverpaart geblieben war. Gelegentlich füttern ledig gebliebene ♂ später die Jungen einer Brut mit, was besonders bei *F. albicollis* ziemlich regelmäßig vorkommt.

Bis jetzt kann jedenfalls noch gesagt werden, daß es im äußersten Südwesten des Verbreitungsgebiets der braunen *F.-hypoleuca*-Population kein Mischgebiet bzw. keine Übergangszone der beiden Formen gibt, da sich die Formen bis jetzt geographisch und ökologisch ausschließen. Der braunen Population schließen sich also im Süden ihres Verbreitungsgebiets und im Westen keine anderen Populationen an. Die Übergangszone im Norden ist unbekannt. Während in Skandinavien schwarze ♂ brüten, schreibt Beckmann (1964) über die Verhältnisse in Schleswig-Holstein: „Die Frage, ob bei uns nur graue ♂ zur Brut schreiten, ist noch nicht genügend geklärt." Im Osten besteht jedoch eine unmittelbare Verbindung mit einer dunklen Form, die zu einer Mischzone geführt hat. In Schlesien fanden Trettau und Merkel (1943) zwar noch in der Mehrzahl helle Typen, aber auch eine Anzahl von dunklen der Farbstufen III und IV, so daß sich der Durchschnitt um einen vollen Farbtyp änderte: 5,6 anstatt 6,4 bis 6,6. Über weiter östlich gelegene Gebiete können wir Dunajewski (1938) einiges entnehmen: Er rechnet die Brutvögel Polens noch zur braunen Form, lediglich die Brutvögel der Wojwodschaften Wolyn und Bialystok stellen nach ihm „gewissermaßen einen Übergang" dar. Die Vögel des nordöstlichen Polen (Wilna) rechnete er zur schwarzen Stammform. Dunajewski stützte sich ausschließlich auf Museumsmaterial, das ihm nicht aus allen Gebieten zur Verfügung stand. Es kann aber kein Zweifel darüber bestehen, daß in Polen noch größtenteils braune Vögel überwiegen und daß die schwarzen Alt-Männchen erst im östlichen Polen und der Sowjetunion beginnen.

Im Südosten, also in der Tschechoslowakei und Österreich, schließen sich keine Trauerschnäpper an, diese Räume werden vom Halsbandschnäpper bewohnt. Der gleichfalls vom Halsbandschnäpper bewohnte Raum nördlich der Schwäbischen Alb bis zum Odenwald ist zwar nicht ganz frei vom Trauerschnäpper, beherbergt aber keine irgendwie zusammenhängende Population. Es sind meist ungepaart bleibende ♂, die man da und dort hört. Gelegentlich finden sich Paare zusammen, aber ohne daß man von einer regelmäßigen Besiedlung sprechen könnte. Auf 100 Bruten von *F. albicollis* kommt höchstens 1 Brutpaar von *F. hypoleuca*. Diese vereinzelten Trauerschnäpper sind wahrscheinlich aus beiden Populationen versprengte Stücke, denn man findet sowohl helle ♂ wie auch nahezu schwarz aussehende. Ihre Ansiedlung in größerer Zahl wird wohl von *F. albicollis* verhindert, da diese, wie ich schon früher ausführte (Löhrl 1955) überlegen und bei Mangel an Höhlen imstande sind, die *hypoleuca*-Männchen zu vertreiben.

Eine gewisse Erschwerung der scharfen Abgrenzung in Grenzgebieten bedeutet vor allem die Tatsache, daß bei allen Populationen die einjährigen ♂ teilweise heller sind. Die hellsten Typen der schwarzen Form sind stets einjährig. Würde man nur mehrjährige Männchen beider Typen vergleichen, so wäre der Unterschied noch auffälliger.

Es fragt sich aber doch, weshalb man bisher, trotz der großen Unterschiede, der braunen Form den Rang einer eigenen Rasse nicht zugebilligt hat. Hartert (1910) war sich der Problematik noch nicht bewußt, denn er schreibt: „... viele Männchen aber brüten in dem auf der Oberseite braunen Winterkleide und legen das schwarz-weiße Alterskleid erst in höherem Alter (oder vielleicht überhaupt nicht?) an." Er stützte sich natürlich auf das Balgmaterial der Museen, und dies läßt die Verhältnisse nicht richtig erkennen. Es wurde vielfach in früherer Zeit gesammelt, als *Ficedula hypoleuca* noch ein spärlicher Brutvogel in Naturhöhlen war, so daß man über die tatsächliche Zusammensetzung von Populationen keinen Überblick hatte. Begreiflicherweise fielen dem Sammler gerade die kontrastreich gefärbten schwarz-weißen Durchzügler auf, und es ist sehr schwer, wenn nicht unmöglich, beim Museumsmaterial nachträglich die wirklichen Brutvögel von den Durchzüglern zu trennen. Die nordischen schwarzen ♂ ziehen bis zu Beginn der letzten Mai-Dekade bei uns durch, also noch zu einer Zeit, in der die einheimischen bereits Junge füttern. Diese späten Durchzügler benehmen sich zudem für Stunden oder einzelne Tage wie Brutvögel, indem sie Bruthöhlen besingen und befliegen. Solange die Balz- und Zeigehandlungen dieser Fliegenschnäpper erst ungenügend bekannt waren, mußte man einen solchen Vogel für einen Brutvogel halten, wenn er etwa an einer Baumhöhle ein- und ausschlüpfte. Es ist noch heute manchem Vogelfreund nur schwer verständlich zu machen, daß es ganz normal sein kann, wenn sich in einem Nistkasten keinerlei Nestmaterial befindet, obwohl doch tagelang ein Fliegenschnäpper aus- und einflog. Dunajewski (1938) hat, angeregt durch Natorp (1935) und Drost (1936), nach gründlichem Balgstudium die beiden Formen getrennt und für die braune Form die von Bechstein geschaffene, den damaligen Anschauungen gemäß als Artname gemeinte Bezeichnung mit folgender Begründung gewählt: „Da die ‚grauen' Vögel auf einem Gebiet wohnen, wo keine ‚schwarzen' als Brutvögel vorkommen, betrachte ich die ‚graue' Population als eine gut differenzierte geographische Form, welche ich *Ficedula hypoleuca muscipeta* (Bechst.) nennen will. Bechstein war sich der Sache bewußt, daß die grau gefärbten Männchen etwas anderes sind als die schwarzen ..."

Auch Drost war zu dem Schluß gekommen: „Immerhin glaube ich, jetzt schon sagen zu können und zu müssen, daß die nordischen und mitteleuropäischen Trauerfliegenfänger etwas Verschiedenes sind und daß die greifbaren Unterschiede eine systematische Abgrenzung erfordern."

Trotz dieser Forderungen hat sich Vaurie (1959) nicht entschließen können, die Form *muscipeta* anzuerkennen, da auch er auf das vorliegende Museumsmaterial angewiesen war und zu der Folgerung kam: „The populations *(‚muscipeta')* of Germany and central Europe represent an intermediate stage ..., but the difference is one of average only." Diese Stellungnahme kann nur erklärt werden aus der verwirrenden Mischung von Brutvögeln und späten Durchzüglern im Sammlungsmaterial.

Tatsächlich gibt es unter den anerkannten Formen von Subspecies-Rang nur selten so klare Unterschiede wie bei den braunen *muscipeta* im Vergleich zu den sie im Südwesten, Norden und Nordosten umgebenden schwarzen Formen. Die Unterschiede in den Auffassungen beruhen einfach darauf, daß die berufenen Systematiker einerseits, die Populationsbiologen andererseits jeweils verschiedenes Material in Händen haben.

Am deutlichsten werden die Unterschiede, wenn man sie als Kurven darstellt. Abbildung 3 faßt die von Sternberg und Eggenberger ermittelten Werte an 107 Brutvögeln zusammen und zeigt zum Vergleich die von Trettau sowie von Winkel, Schumann und Berndt festgestellten Ergebnisse an 99 ♂.

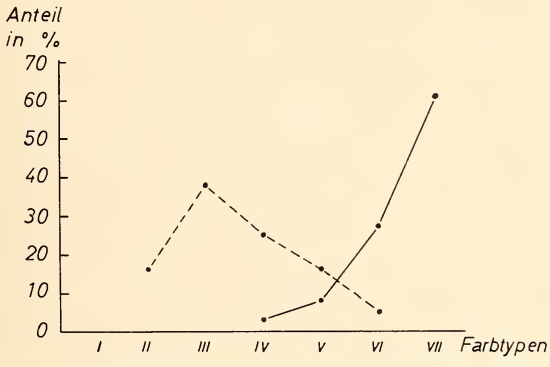

Abb. 3. Farbtypen des Trauerschnäppers, jeweils zusammengefaßt nach Sternberg und Eggenberger (Schweiz) sowie nach Trettau und Winkel, Schumann, Berndt (Hessen-Braunschweig).

— — — — = Schweizer Population
———— = Population Hessen und Braunschweig

Hier geht es indessen nicht darum, ob eine Form mehr oder weniger als Subspecies „amtlich" anerkannt wird, sondern um die interessantere Möglichkeit, Verwandtschaftsverhältnisse bei der untersten Kategorie, den Groß-Populationen, zu studieren, wie dies vor allem E. Mayr (1959) gefordert hat. Üblicherweise gehen Rassen ganz allmählich ineinander über, größere Unterschiede sind dabei erst an entfernten Stellen des Verbreitungsareals zu erwarten, und es bleibt der Auffassung des einzelnen Systematikers überlassen, wo er gerade den Trennungsstrich ziehen will. Hier liegen jedoch klar zwei morphologisch leicht trennbare Formen vor, die auch weitgehend geographisch klar getrennt sind (was an Museumsmaterial schwer festzustellen ist und deshalb lange umstritten war), die ökologisch als Berg- und Flachlandbewohner, biologisch mit deutlich verschiedenen Ankunftszeiten, demzufolge unterschiedlichem Legebeginn und — am besten meßbar — klar verschiedener durchschnittlicher Gelegegröße eindeutige Unterschiede zeigen.

Die Verschiedenheiten lassen sich, historisch betrachtet, leicht verstehen. Die dunkle Bergform lebte lange Zeit geographisch isoliert auf der

Nordseite der westlichen Alpen in der Tal- und Hügelregion. Die braune Form lebte ebensolange im klimatisch wärmeren Tiefland in Mitteleuropa. Aufgrund der Angaben von Bechstein nennt Dunajewski als terra typica für die Subspecies *muscipeta* das Land Hessen.

Es ist verständlich, daß die Selektion dabei diejenigen begünstigte, die im Alpengebiet spät ankamen und brüteten, während sich die Tieflandbewohner eine frühere Brut und dementsprechend ein größeres Gelege leisten konnten. Diese Eigenschaften sind im ursprünglichen Areal in den Alpen noch jetzt notwendig, aber auch die ausgewanderten Teile der Populationen zeigen noch dieses Verhalten, obwohl jetzt in klimatisch begünstigten Gebieten lebend.

Die Fliegenschnäpper sind unter den Höhlenbrütern am meisten benachteiligt, da sie als letzte ankommen und mit Höhlen vorliebnehmen müssen, die von den vorher wählenden Meisen, Kleibern und Rotschwänzen übriggelassen wurden. Es handelt sich um die schlechtesten Höhlen, die vielfach sehr eng oder gegen Regen ungenügend geschützt sind, was die Untersuchung mehrerer Naturhöhlen ergab. Unter diesen Umständen war die Nestlingsmortalität offenbar so groß, daß kein Populationsdruck eine Ausbreitung erlaubte. Auch die Erhaltung des Artbestandes war nur bei starker Vitalität der Überlebenden möglich.

In den Jahren um 1920 begann in Mitteleuropa der Aufschwung des Vogelschutzes. Ein steigendes Angebot von wettersicheren, weiten Bruthöhlen hatte eine geringere Nestlingsmortalität zur Folge. Der folgende Populationsdruck ermöglichte die Ausbreitung dieser Art bzw. der Zwillingsarten *F. hypoleuca* und *F. albicollis*. So wurden die Fliegenschnäpper neben der Kohlmeise *Parus major* die Hauptträger des Erfolgs, den der Vogelschutz aufzuweisen hat. Die Nistkastenaktion ist also dafür verantwortlich, daß nun bisher geographisch isolierte Formen im Zuge ihrer Ausbreitung mit ihren Verwandten zusammentreffen.

Eine gewisse Parallele ergibt sich bei einer Reihe von nordamerikanischen Vogelarten, die gleichfalls infolge menschlicher Maßnahmen sekundär wieder aufeinandertrafen, nachdem sie vorher durch natürliche Barrieren getrennt waren und sich je nach Zeitdauer mehr oder weniger stark differenzierten. Dort wurden die Barrieren beseitigt, entweder durch Bäume, die zwei getrennte Waldkomplexe durch die bisher trennende Prärie miteinander verbanden, oder aber ein trennender Regenwald wurde abgeholzt und ermöglichte so die Vereinigung getrennt gewesener Formen (Sibley 1961).

Solche Gelegenheiten gilt es zu nützen, da derartige Vorgänge zweifellos im Lauf der Evolution bei Änderungen der Umweltbedingungen öfters vorgekommen sind. Wir erhalten hier unmittelbaren Einblick in Vorgänge, die uns sonst nur durch mühsame Rekonstruktion historischer Ereignisse zugänglich sind.

Eine genaue Analyse der Verhaltensweise im Sinne von Curio (1961) wird leider erst möglich sein, wenn es gelingt, die Berglandpopulation in genügender Zahl und erreichbarer Nähe anzusiedeln.

Zusammenfassung

Trauerschnäpper legen in Mitteleuropa (Sachsen, Berlin, Braunschweig und am Oberrhein) durchschnittlich 6,3 Eier, in Finnland 6,4, in Rußland und England mehr. Eine in dem Hügelland der Schweiz und Süddeutschlands brütende, morphologisch unterscheidbare Form hat eine Gelegegröße von nur 5,7 Eiern.

Unter den Brutvögeln des Trauerschnäppers aus Hessen, dem Raum Braunschweig und Berlin befinden sich keine schwarzen ♂. Nach den von Drost eingeteilten Farbtypen erreichen sie einen Durchschnitt von 6,3 bis 6,45; der Anteil des hellsten Typs VII beträgt mehr als 60 %. Die im nördlichen Alpenvorland lebende Population der Schweiz und Süddeutschlands ist wesentlich dunkler mit dem Typ 3,5—3,6. Am häufigsten ist dort Typ III mit 38 %.

Beide Formen haben ihr Brutareal ausgedehnt, begünstigt durch zahlreiche künstliche Nisthöhlen. Sie brüten u. a. am Oberrhein, die braune in der Niederung, dem Auwald und Kiefernwald, die dunkle in den hügeligen Vorbergen des Schwarzwalds, soweit sie mit Laubwald bedeckt sind.

Die Ankunft liegt bei der braunen Form deutlich früher, entsprechend früher liegt der Legebeginn.

Im Osten scheint sich die braune Form mit einer östlichen schwarzen zu vermischen, vor allem in Polen. Die Schwierigkeit einer klaren Unterscheidung lag bisher daran, daß das Museumsmaterial nicht nur Brutvögel enthält. Nordische Durchzügler benehmen sich kurzfristig wie Brutvögel. Sie treten noch auf, wenn einheimische Artgenossen schon brüten.

Die morphologischen, ökologischen und biologischen Unterschiede rechtfertigen die Anerkennung der im männlichen Geschlecht hellen Subspecies unter dem Namen *Ficedula hypoleuca muscipeta* (Bechstein, 1794), die vor allem in Mitteldeutschland verbreitet ist (Terra typica: Hessen).

Summary[1])

In Centrale Europe (Saxony, Berlin, Brunswick, and on the Upper Rhine) Pied Flycatchers lay an average of 6,3 eggs, in Finland 6,4, and in Russia and England even more. A morphologically distinguishable form breeding in the hills of Switzerland and South Germany has a clutch size of only 5,7 eggs.

There are no black ♂ among the breeding Pied Flycatchers from Hesse, the Brunswick region, and Berlin (*Ficedula hypoleuca muscipeta* Bechstein, 1794). They show an average of 6,3—6,45 on Drost's color-type scale; the proportion of the lightest type, VII, is more than 60 %. The population in the northern alpine foothills of Switzerland and South Germany is considerably darker — type 3,5—3,6. The commonest there is type III (38 %).

---

[1]) Für die Übersetzung danke ich Dr. David Dunham, z. Z. Leiden (Holland).

Both forms have extended their breeding ranges, assisted by numerous artificial nest cavities. They breed in, among other areas, the Upper Rhine region, the brown form in the lowlands in wet woods and pine forests, the dark form in the rolling foothills of the Black Forest as far as they are covered with deciduous woods.

The brown form clearly arrives earlier, and begins egg laying correspondingly earlier.

In the East the brown form appears to blend with an eastern black form, especially in Poland. The difficulty in clearly distinguishing them until now lay in the fact that museum material did not consist solely of breeding birds. Northern migrants behave superficially like breeding birds, and they still occur when resident conspecifics are already breeding.

Literatur

Beckmann, K. O. (1964): Die Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Neumünster.

Behmann, H. (1964): Ornithologische Beobachtungen aus dem südlichen Allgäu. Anz. Orn. Ges. Bay. 7, p. 153—173.

Campbell, B. (1950): Notes on the breeding of the pied flycatcher. Brit. Birds 43, p. 13—15.

— (1955): A population of pied flycatchers *(Muscicapa hypoleuca)*. Acta XI Congr. Int. Orn. 1954, Basel, p. 428—434.

Creutz, G. (1955): Der Trauerschnäpper *(Muscicapa hypoleuca)*. Eine Populationsstudie. J. Orn. 96, p. 241—326.

Curio, E. (1959 a): Lebenserwartung und Geburtsortstreue junger Trauerschnäpper *(Muscicapa h. hypoleuca)*. Vogelwelt 79, p. 135—148.

— (1959 b): Verhaltensstudien am Trauerschnäpper. Z. f. Tierpsychol., Beiheft 3, 118 pp.

— (1959 c): Beiträge zur Populationsökologie des Trauerschnäppers *(Ficedula h. hypoleuca)*. Zool. Jrb. Syst. 87, p. 185—230.

— (1961): Zur geographischen Variation von Verhaltensweisen. Vogelwelt 82, p. 33—48.

Drost, R. (1936): Über das Brutkleid männlicher Trauerfliegenfänger, *Muscicapa hypoleuca*. Vogelzug 6, p. 179—186.

Dunajewski, A. (1938): Beitrag zur individuellen und geographischen Farbvariation des Trauerfliegen(schnäppers)fängers, *Ficedula hypoleuca*. Acta Orn. Mus. Zool. Polonici 2, p. 413—429.

Eggenberger, H. (1964): Über die Farbtypen der männlichen Trauerschnäpper, *Ficedula hypoleuca*, in der Ostschweiz. Orn. Beob. 61, p. 95—99.

Enemar, A. (1948): Några erfarenheter fran fem års holkfågel studier. Vår Fågelvärld 7, p. 105—117.

Erard, Ch. (1961): Quelques espèces intéressantes de la forêt de Darney (Vosges). Alauda 29, p. 56—58.

— (1961): Notes sur la distribution dans l'est de la France des deux Gobe-Mouches *Muscicapa hypoleuca* et *M. albicollis*. Alauda 29, p. 260—273.

Glutz von Blotzheim, U. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau.

Haartman, L. v. (1949): Der Trauerfliegenschnäpper. I. Ortstreue und Rassenbildung. Acta Zool. Fenn. 56, p. 1—104.

— (1951): Der Trauerfliegenschnäpper. II. Populationsprobleme. Acta Zool. Fenn. 67, p. 1—60.

— (1954): Der Trauerfliegenschnäpper. III. Die Nahrungsbiologie. Acta Zool. Fenn. 83, p. 1—96.

Haller, W. (1935): Ausgefärbte Männchen des Trauerfliegenschnäppers, *Ficedula hypoleuca*, brüten in der Schweiz. Vögel d. Heimat 6, p. 8—10.

Hartert, E. (1910): Die Vögel der paläarktischen Fauna, Bd. I, Berlin.

Lichatschew, G. N. (1955): Der Trauerschnäpper *(Muscicapa hypoleuca)* und seine Verbindung mit dem Brutgebiet. Übers. a. d. Russ. v. SABEL (MS). Arb. Ber.-Büro Moskau, 8, p. 123—156.

Löhrl, H. (1949): Polygynie, Sprengung der Ehegemeinschaft und Adoption beim Halsbandfliegenschnäpper *(Muscicapa albicollis)*. Vogelwarte 15, p. 94—100.

— (1950): Ein Bastard Halsbandschnäpper-Trauerschnäpper *(Muscicapa albicollis* × *M. hypoleuca)*. Orn. Ber. 3, p. 126—130.

— (1951): Balz und Paarbildung beim Halsbandfliegenschnäpper. J. Orn. 93, p. 41—60.

— (1955): Beziehungen zwischen Halsband- und Trauerfliegenschnäpper *(Muscicapa albicollis* und *M. hypoleuca)* in demselben Brutgebiet. Acta XI Congr. Int. Orn. 1954, p. 333—336.

— (1957): Populationsökologische Untersuchungen beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis)*. Bonn. Zool. Beitr. 8, p. 130—177.

Mayr, E. (1959): Trends in avian Systematics. Ibis 101, p. 293—302.

— (1963): Animal Species and Evolution. Cambridge, Mass.

Natorp, O. (1935): Brüten in Deutschland ausgefärbte Männchen des Trauerfliegenfängers? Beitr. Fortpfl. biol. Vögel 11.

Sibley, Ch. G. (1961): Hybridization and Isolating Mechanisms. Vertebrate Speciation. Univ. of Texas Press. p. 69—88.

Sternberg, H. (1964): Untersuchungen über die Farbtypenzugehörigkeit der männlichen Trauerschnäpper, *Ficedula hypoleuca,* im Schweizerischen Mittelland. Orn. Beob. 61, p. 90—94.

Stresemann, E., und Portenko, L. A. (1960): Atlas der Verbreitung Paläarktischer Vögel. Berlin.

Taubenberger, H. (1951): Unsere Fliegenschnäpper. Columba 3, p. 78 ff.

Trettau, W. (1952): Planberingung des Trauerfliegenschnäppers *(Muscicapa hypoleuca)* in Hessen. Vogelwarte 16, p. 89—95.

— und Merkel, F. (1943): Ergebnisse einer Planberingung des Trauerfliegenschnäppers *(Muscicapa hypoleuca)* in Schlesien. Vogelzug 14, p. 77—90.

Vaurie, Ch. (1959): The Birds of the palearctic Fauna. London.

Winkel, W., Schumann, H., und Berndt, R. (1962): Über die Farbtypenzugehörigkeit männlicher Trauerschnäpper *(Ficedula hypoleuca)* bei Braunschweig. Vogelwarte 21, p. 314—318.